植 物 分 类 学 报 27 (6): 421—438 (1989)
Acta Phytotaxonomica Sinica

中国凤尾蕨属细胞学的初步研究*

王 中 仁**
(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放实验室，北京)

A PRELIMINARY STUDY ON CYTOLOGY OF CHINESE *PTERIS*

Wang Zhong-ren
(laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Academia Sinica, Beijing)

Summary Cytological and biosystematic studies on the genus *Pteris* have made a great contribution to the theory of speciation and evolution in ferns. Sino-Japanese area is one of the speciation centers of this genus. But only a few Chinese species have been known cytologically. As a preliminary study, ten species of the genus *Pteris* and two species of the related genera *Pteridium* and *Histiopteris* were observed. All the materials were collected from southwest and south China. Their voung sori were fixed in ethanol and glacial acetic acid (3:1), in the field. The preparations were made with acetocarmine squash method. The vouchers are deposited in PE.

The results of observation are summarized in Table 1. Of *Pteris*, four species are agamosporous, eight are polyploid, six are actually the members of species complexes. Only two species are purely sexual diploids.

Pteris cretica L. var. *nervosa* (Thunb.) Ching et S. H. Wu has 58 autobivalents at meiosis of spore mother cell, and usually produces 32 diplospores per sporangium. It is obviously an agamosporous diploid. Apart from 32-spored sporangium, some 4-, 8-, 16-, 64-, 13-, 34-, 36-spored, completely abortive or partly abortive sporangia were also found in the fixed material of a single individual. For explaining these unusual types of sporangia at least nine sporogenesis routes can be inferred. It may not be impossible that besides mainly producing functional diplospores, *P. cretica* var. *nervosa* also gives a few functional giant spores with a doubled or multiplied somatic chromosome number, which means that polyploids may be simply derived from the spores produced by their diploid parent. The spores in a sporangium are usually tetrahedral, but a few bilateral ones are also found in some sporangia. Sometimes, the bilateral spores are even more than the tetrahedral ones in a sporangium.

Pteris vittata L. from the type locality shows 58 bivalents at diakinesis of meiosis. Without doubt, it is a sexual tetraploid, which was also found in south Guangdong and south Yunnan. However, Its natural ancestral diploid has been widely found in the subtropical regions of China, such as Sichuan, Guizhou, Yunnan and Hubei provinces. A sterile triploid with the

* 国家自然科学基金资助项目。
** 工作中承王群协助实验工作，孟昭义冲印照片，并得到中国科学院植物研究所洪德元、陈明洪、钟志宏和金健全，云南大学朱维明和李建伟，中国科学院成都生物研究所曹亚玲，中国科学院华南植物研究所王铸豪、张启明、邓瑞文和谢蕴兰，贵州省环境保护局杨继盛等不同方面的指导和帮助，谨致衷心感谢。
1988.03.05 收稿。

chromosome number of $n=20I+26II+5III$ and a sterile tetraploid hybrid with the chromosome number of $n=9I+45II+3III+2IV$ were found in south Yunnan and south Guangdong respectively. It is evident that *P. vittata* L. sensu lato is a species complex which includes several cytotypes. Its hexaploid form was reported from south India by Abraham et al. The distribution pattern of different cytotypes in *P. vittata* complex may indicate that the tropics is more favourable to formation and surviving of polyploid than the subtropics. However, it is most possible that Chinese subtropics is the origin place of the ancestral member in the *P. vittata* complex. In gross morphology, the tetraploid and triploid forms are only bigger and stronger than the diploid form. But the diploid can also grow rather big in cultivation. They can hardly be distinguished from each other. Therefore, they are not given formal names here. The author fully agree with Prof. T. Reichstein when he said in 1983 that it was hoped that a new nomenclature could be adopted for the cytotypes of species complex in future.

The special chromosome number of *Pteris deltodon* Bak .was counted in this work for the first time. It has 55 bivalents at meiosis of SMC. This number is the only exception in the genus *Pteris*, and shows that aneuploidy may have taken place in this genus. However, the possibility can not be ruled out that *P. deltodon* is an allotetraploid came from two diploid species respectively with the chromosome number 26 and 29.

Pteris gallinopes described by Prof. Ching in 1983 is an agamosporous tetraploid with 116 autobivalents at meiosis, different from the related triploid species *P. dactylina* Hook. and *P. henryi* Christ.

P. ensiformis Burm° *P. multifida* Poir. and *P. semipinnata* L. are sexual tetraploids with $n=58$. *P. excelsa* Gaud. and *P. oshimensis* Hieron. var. *paraemeiensis* Ching are agamosporous triploids with $n=87$ autobivalents. *P. wallichiana* Agardh is a sexual diploid with $n=29$.

The high frequency of polyploids and agamospory among these random sampled Chinese species futher confirms the conclusion that both polyploidy and apomixis have played an important role in speciation and evolution of the genus *Pteris*.

Pteridium aquilimum (L.) Kunh var. *latiusculum* (Desv.) Underw. ex Heller and *Histiopteris incisa* (Thunb.) J. Sm. have $n=52$ and $n=96$ respectively. They are both sexual tetraploids. Their chromosome numbers show again that the genera *Pteridium* and *Histiopteris* are distinquished from the genus *Pteris* by different basic numbers.

This project is supported by the National Natural Science Foundation of China.

Key words Pteridophyte; *Pteris*; Chromosome number; Sporogenesis; Agamospory; Polyploid

摘要 本文报道了中国产 10 种凤尾蕨属植物和 2 种蕨属和栗蕨属植物的细胞学研究结果。在凤尾蕨属中，8 种是多倍体或具有多倍体细胞型，4 种是无性孢子繁殖的后代，6 种实际上是种复合体或种复合体成员，单纯有性生殖的二倍体只有 2 种。凤尾蕨至少具有 9 条孢子发生路线，在其同一个体上除了产生二倍孢子外，还可能产生少量加倍或多倍孢子；广义的蜈蚣草实际上是个种复合体，其祖先的二倍体细胞型广泛分布于中国亚热带地区说明这里可能是该复合体的起源中心；岩凤尾蕨具有不寻常的染色体数目 $n=55$，这说明在本属和本科中可能存在着非整倍体进化。

关键词 蕨类植物；凤尾蕨属；染色体数目；孢子发生；无性孢子繁殖；多倍体

引　　言

凤尾蕨属 *Pteris* 是蕨类植物的大属之一，约有 300 多种 (Ching, 1983)，主要分布在世界热带和亚热带地区，其中不少种都是很好的观赏植物(如：银心凤尾蕨 *P. cretica* L. var. *albo-lineata* Hook. 等) (Walker, 1970)，它是一个古老而进化活跃的属 Walker, 1962。大叶井口边草 (*P. cretica* L.) 是蕨类植物中最早记载的无融合生殖的种 (Manton, 1958; Steil, 1918; Verma, 1965a)。Manton (1950) 首次确定了凤尾蕨属的染色体基数是 29，1958 年他又对凤尾蕨科中属的划分问题进行了细胞分类学讨论。此后，Walker (1958, 1960, 1962) 对本属的细胞学及进化问题进行了研究，并发现了蕨类植物中迄今所知的仅有的 2 个杂种蜂群之一——*P. multiaurita*-*P. quadriaurita*。目前，对本属约三分之一的种类已作了细胞学研究，一些种复合体成员之间的人工杂交工作也在进行。在已知细胞学资料的种里，约有三分之一以上是无性孢子繁殖的，55% 以上是多倍体 (Walker, 1962)，其中最高可达八倍体。总共约有三分之二的种类是无融合生殖体或异源多倍体，这意味着它们是杂种起源的，这在蕨类植物中是首屈一指的。由于无融合生殖的蕨类植物不仅能通过二倍孢子 (Diplospore) 进行内繁育 (Inbreeding)，而且其配子体往往还能产生有功能的精子进行外繁育 (Outbreeding) (Walker, 1966b)，它们与有性生殖种类所形成的杂种多数仍保持无融合生殖，这就为组合不同染色体组的基因、保存各种变异、形成新类群提供了良好的机会，加上多倍化，从而赋予凤尾蕨较大的进化潜力。Kawakami (1971) 还通过对半边旗和西南凤尾蕨等的核型分析，认为本属的原始基数应该为 10 (x = 10)，但这还需进一步证实。

中国-日本是凤尾蕨属的一个物种形成中心，Shieh (1966)、秦仁昌和吴兆洪 (1983) 曾对日本和中国的属下等级作了划分。中国已知有 67 种，然而除了 Walker (1962) 和 Mitui (1968) 对台湾和香港产的少数几种作了染色体报道以外，大陆材料仅报道了 4 种 (Chiu, 1981; Weng, 1985)。本文作者近几年对西南、华南和华中的部分地区的一些种类进行了初步的细胞学调查，作为对该属的生物系统学研究的一个引论，本文先报道 10 个种或复合体的观察结果。

蕨属 *Pteridium* 和栗蕨属 *Histiopteris* 形态与凤尾蕨属十分相近，它们曾被不同学者放在凤尾蕨科、碗蕨科 *Dennstaedtiaceae* 或姬蕨科 *Hypolepidaceae*，或作为独立的科 (Ching, 1954, 1975, 1978, 1982)。为了解它们之间的关系，作者对每个属的代表种也同时进行了细胞学观察比较。

材 料 和 方 法

所有材料都直接采自野外，只有个别种的细胞学固定材料是将野外活植株移栽到温室以后采取的。它们分别产自云南(昆明、大理、西畴和屏边)、四川 (峨眉山、灌县和西昌)、贵州(安顺和赤水)、广东(广州和鼎湖山)、湖北(武当山和十堰)和吉林(长白山)。选有幼嫩孢子囊的叶片，剪成小片装入塑料小瓶中，加入新配制的 1:3 冰醋酸和酒精混合液固定，带回实验室后，换入 70% 的酒精，放入低温冰箱中保存备用。观察时，用 Manton (1950) 介绍的醋酸洋红压片法制片，并辅之以二次压片法处理 (Wang, 1981)，以迅速

获得良好制片。对适合计数和照像的细胞，在临时制片状态下立即用相差显微镜摄影，然后制成永久片保存备用。

在野外固定细胞学材料的同时，压制凭证标本，保存于中国科学院植物研究所标本馆(PE)。

观察结果和讨论

在所调查的10种凤尾蕨属植物中，有8种是多倍体或具有多倍体细胞型，有4种是无性孢子繁殖的，有6种实际上是种复合体或种复合体的成员，只有2个种是纯粹有性生殖的二倍体。在随机取样的这些种里，多倍体和无性孢子繁殖体占有如此高的比率，这进一步证明了它们在凤尾蕨属的物种形成和进化中起着重要作用。

对10种凤尾蕨属植物和2种蕨属和栗蕨属植物的细胞学观察结果见表1。在繁殖方式的描述上，作者采用 Löve & Löve 1975 年建议使用的“无性孢子繁殖的（Agamosporous)”来称呼那些以“二倍孢子”(更准确地说，是与孢体倍性相同的孢子)进行无融合生殖的种类。对比 Lovis (1977), Löve et al. (1977), Walker (1979) 已作过的讨论，过去在文献上称它们为“无配子生殖的（Apogamous)”是不够准确的。对减数分裂不正常，从不产生良好孢子的杂种，我们称其为“不育的 (Sterile)”。

对凤尾蕨的复杂的孢子发生情况和蜈蚣草的复杂的倍性组成，作者作了较多的调查研究，下面将重点进行讨论。

(一) **凤尾蕨 *Pteris cretica*** L. var. ***nervosa*** (Thunb.) Ching et S. H. Wu

在中国文献中过去都称它为 *P. nervosa* Thunb.，其模式标本采自日本，由于它和大叶井口边草 (*P. cretica* L.) 很难区别，日本和印度的学者一直使用 *P. cretica* 来称呼它，后者的模式标本采自地中海克里特岛，1986年秦仁昌和吴兆洪把它处理为 *P. cretica* 的变种 (Shing, 1986)。尽管在分类学处理上存有争议，从细胞学上来看，它们的关系的确十分密切。

对四川峨眉山、云南大理点苍山和昆明西山的材料观察表明，它们的孢子母细胞在减数分裂后浓缩期有58个自源双价体 (Autobivalents[1])，是个无性孢子繁殖的二倍体。(见图版2：1及图1)

在广义的大叶井口边草中，二倍体也存在于亚洲其他地方（日本、印度和喜马拉雅地区等)、欧洲和非洲，此外还发现有三倍体、四倍体、六倍体和八倍体 (Löve et al.,1977; Manton, 1950; Mehra et al., 1960; Mitui, 1965, 1968; Verma, 1959; Verma et al., 1967, 1965a, 1965b)，它们显然组成了一个无融合生殖的凤尾蕨复合体 (*P. cretica* L. complex)。Manton (1950), Wagner (1951) 等认为大叶井口边草的无融合生殖的二

1) 为区别有性生殖种类和无性孢子繁殖种类减数分裂时不同性质的双价体，作者 (Wang, 1984) 曾使用“姐妹双价体 (Sister bivalent)” 来称呼经过补偿分裂而具有再组核的孢子母细胞在减数分裂时形成的双价体，但据文献报道 Håkansson 等在1957年曾称百合属植物中的这种双价体为 **Autobivalent**，这两种双价体虽然一个在孢子植物，一个在种子植物，但它们的性质是完全相同的，为避免术语重复，作者将沿用 Autobivalent 一词。该词的中文译法，作者建议使用“**自源双价体**”，而不使用“同源双价体”，因为有性生殖种类的孢子母细胞进行减数分裂时，其双价体是由来自双亲的同源染色体配对而成，那才是名符其实的“同源双价体”，二者应予以区别。

表1 一些中国凤尾蕨属、蕨属和栗蕨属的染色体数目和繁殖方式

Table 1 Chromosome numbers and breeding systems of some Chinese *Pteris*, *Pteridium* and *Histiopteris*

Taxon	Locality	n	Reproduction	Ploidy	Voucher*
Pteris cretica var. *nervosa*	Yunnan: Dali,	58	Agamosporous	2x	C348
	Kunming	58	do.	2x	C486
	Emei Shan	58	do.	2x	C576, C577
P. deltodon	Sichuan: Guan Xian	55	Sexual	2x	C888
P. ensiformis	Guangzhou	58	do.	4x	C616
P. excelsa	Emei Shan	87	Agamosporous	3x	C544
P. gallinopes	Emei Shan	116	do.	4x	C539, C582
P. multifida	Hubei: Wudang Shan	58	Sexual	4x	C863
P. oshimensis var. *paraemeiensis*	Emei Shan	87	Agamosporous	3x	C54, C310, C516, C543
P. semipinnata	Guangzhou	58	Sexual	4x	C615
P. vittata	Emei Shan	29	do.	2x	C339, C562, C563, C578, C731, C732
	Sichuan: Guan Xian	29	do.	2x	C895
	Xichang	29	do.	2x	C825
	Yunnan: Dali	29	do.	2x	C369, C381, C404, C730
	Guizhou: Anshun	29	do.	2x	C740, C742, C743
	Hubei: Wudang Shan	29	do.	2x	C878, C879
	Hunan: Sangzhi	29	do.	2x	C931, C934
	Yunnan: Xichou	20I+26II+5III	Sterile	3x hybrid	C440
	Guangzhou	58	Sexual	4x	C610, C612, C613, C618, C619, C654, C655, C656
	Guangdong: Dinghu Shan	58	do.	4x	C620, C623, C631, C634
	Yunnan: Kunming	58	do.	4x	C823, C824,
	Pingbing	58	do.	4x	C777
	Guangzhou	9I + 45II + 3III + 2IV	Sterile	4x hybrid	C649, C652, C653
P. wallichiana	Sichuan: Guan Xian	29	Sexual	2x	C902
	Emei Shan	29	do.	2x	C157
Pteridium aquilinum var. latiusculum	Jilin: Changbai Shan	52	do.	4x	C728
Histiopteris incisa	Yunnan: Xichou	c. 96	do.	4x	C457

* All the vouchers are deposited in PE.

倍体可能是从有性生殖的二倍体逐渐变化而来的，而不是杂交而来；Verma & Khuller (1965a) 曾对喜马拉雅地区的材料进行了研究，认为无性孢子繁殖的三倍体可能是由一个无性孢子繁殖的二倍体和一个有性生殖的二倍体杂交而来；确实也有有性生殖的二倍

体的存在 (Walker, 1962); 日本 N. Nakato 还研究了无性孢子繁殖的二倍体大叶井口边草和有性生殖的四倍体井栏边草 (*P. multifida* Poir.) 之间的四倍体杂种的细胞学情况 (Nakato, 1975), 并测量出前者的染色体长度为 2.9μm, 明显大于后者的 1.9 μm; 在日本还发现有大叶井口边草和岩凤尾蕨 (*P. deltodon* Bak.) 之间的杂种 (Nakaike, 1982)。这说明无性孢子繁殖的凤尾蕨除了产生二倍孢子繁衍自己以外, 还通过多倍体或杂交形成新类群, 它们在中国的情况还有待深入调查。

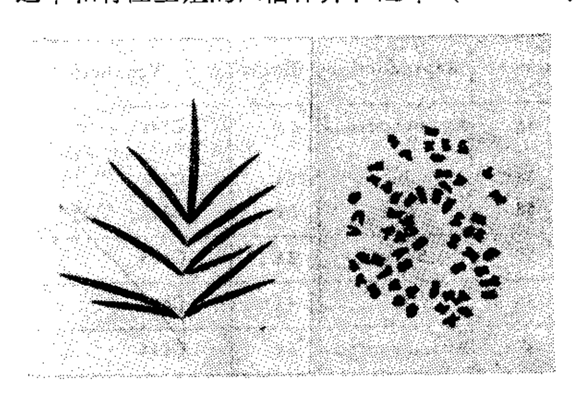


图 1 凤尾蕨能育叶剪影(×0.104)及染色体(对图版 2:1 的解释图)。
无性孢子繁殖的二倍体, "n" = 58 (Wang C576).
Fig. 1. Silhouette of a fertile frond of *Pteris cretica* var. *nervosa*(×0.104) and its chromosomes (Explanatory drawing of Plate 2:1)
Agamosporous diploid, "n" = 58 (Wang C576).

关于蕨类植物的孢子发生路线与生殖方式 Walker (1966b, 1979) 和 Lovis (1979) 曾作过介绍。在同孢真蕨中,每个孢子囊产生 64 个大小均匀的减倍孢子,这是有性生殖种类的一般标志; 如果孢子母细胞在减数分裂前染色体已加倍(即由补偿分裂而形成再组核)而数目少一半,只有 8 个, 经过正常的减数分裂后,形成 32 个较大的"二倍孢子",这是无性孢子繁殖的一般标志。然而, 凤尾蕨的孢子发生情况却远为复杂,在同一个植株的固定材料中,甚至同一细胞学制片上,除了常见的 32 个孢子的孢子囊以外,还可以见到 4、8、16 和 64 个孢子的孢子囊,以及含有 28 个大的加 4 个小的加 2 个不分裂的二分体、26 个加 8 个败育的、28 个大的加 8 个小的、12 个加 1 个不分裂的四分体、呈细胞碎片状的完全败育的孢子和各种数目的部分败育孢子的孢子囊(见图版 1 和图版 2: 2—6)。

除了数目以外,孢子形态也有变化。孢子通常为四面形,但在同一个孢子囊中, 往往同时产生 4、8 等数目的二面形孢子, 偶尔二面形孢子数目可达 24 个 (见图版 2: 2)。这种在同一个孢子囊中产生两种形态的孢子的情况, 笔者在凤尾蕨属的其他种和中国蕨科的一些种里也见到过, 文献中也报道过见于剑蕨属和凤尾蕨属 (Chang, 1963, 1976; Mitui, 1982)。显然,二面形及四面形孢子是由于孢子母细胞减数分裂第二次分裂时, 两个子细胞分裂的方向一致或不一致所造成。至于为什么会同时出现在一个种里? 其进化意义是什么? 是不是杂种起源? 还有待研究。

近年来,从测量孢子的大小、纹饰和能育程度, 参照已有的细胞学资料来确定腊叶标本的倍性的方法逐渐被广泛使用, 因为通常高倍体孢子与其较大的体积以及具较密的纹饰, 显示正相关, 同样情况也见于大叶井口边草 (Walker, 1960, 1985)。Manton 1950 年不仅首次清楚地报道了大叶井口边草的染色体数目 2n = "n" = 58, 而且还描述了它的孢子发生情况,她指出在银心凤尾蕨(大叶井口边草的变种)的同一个孢子囊群中,可以同时存在四种类型的孢子囊, 按每囊孢子母细胞的数目分别称它们为 16 细胞的、8 细胞的、4 细胞的和 8 细胞劈裂的孢子囊。其中 8 细胞的对繁殖有效, 4 细胞的产生 16 个加

倍孢子(即具有二倍于孢子体的倍性)。

从我们对凤尾蕨的每囊孢子数目、大小及能育情况来看，至少有 9 条孢子发生路线存

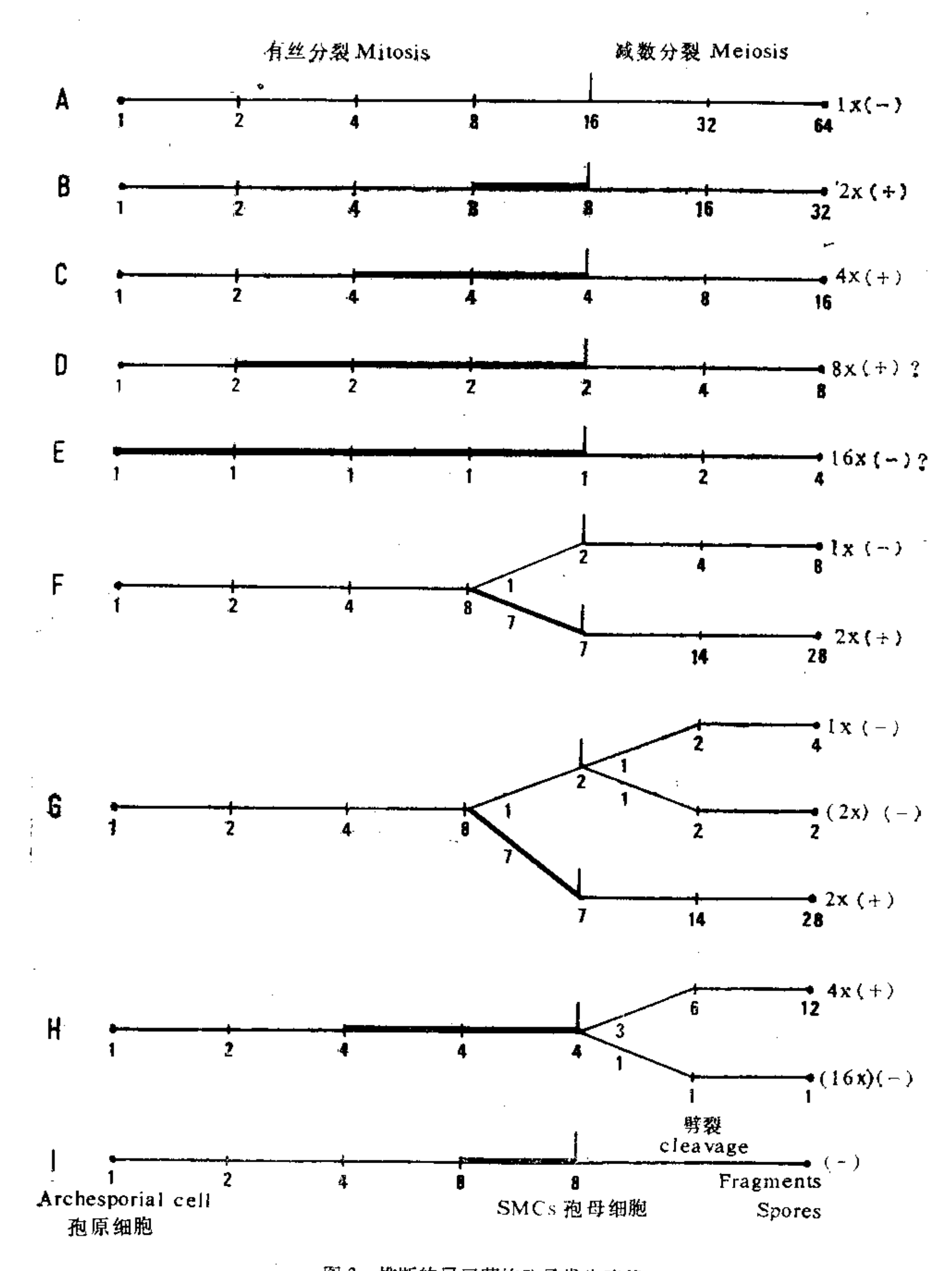


图 2　推断的凤尾蕨的孢子发生路线

Fig. 2　Inferred sporogenetic routes of *Pteris cretica* var. *nervosa*

横线的每个点下的数字表示每个孢子囊的细胞数目，细线示正常的核分裂，粗线示补偿分裂。

The figures below each point indicate the number of cells per sporangium. Thin lines indicate the normal nuclear division and thick lines the "compensating" division.

(−)：败育 (Abortive)；(+)：有功能 (Functional)。

在(见图2)。

路线A形成64孢子的孢子囊,孢子幼嫩时表面看来似乎完好,只是部分皱缩,但成熟时则全部败育。路线B是大多数孢子囊所遵循的路线。路线C、D和E分别产生16个、8个和4个较大的孢子,分别具有四倍性、八倍性和十六倍性,除罕见的4孢子的孢子囊中的2个孢子看来不太正常以外,它们萌发成配子体的可能性是存在的。

路线I只产生细胞碎片,其8个孢母细胞在减数分裂时发生了不规则的劈裂,各碎片中遗传物质的分配多少不均,导致完全败育。

此外,还存在有其他例外数目孢子的孢子囊(见图版2: 5—6),它们的孢子亦部分败育。

从以上观察和分析来看,我们可以得出以下结论:无融合生殖的凤尾蕨除了产生大量的二倍孢子来繁衍自己以外,还有产生少量四倍、八倍及更高倍性的孢子的能力。这意味着在凤尾蕨复合体中已发现的不同倍性的细胞型有可能是直接来自二倍体亲本所产生的不同倍性的孢子。

对各种孢子发生路线所形成的大小不同的孢子分别单独萌发,并测定其能育性及倍性的深入研究,对证实上述细胞学推断将是完全必要的。

(二) 蜈蚣草复合体 *Pteris vittata* L. complex

本种模式标本采自中国广州黄埔,主要分布在古热带和亚热带石灰质环境,在中国大致分布在北纬34°以南的广大地区,由于引种栽培,现已广布于全世界热带和亚热带地区。过去常把蜈蚣草作为主产美洲的长叶凤尾蕨(*P. longifolia* L.)的异名,但由于二者不仅在形态上有所不同(长叶凤尾蕨的羽片通常较狭,背面明显被有脱落性的毛),而且 Wagner (1963) 还发现了二者杂交后得到的中间类型的孢母细胞减数分裂时染色体配对不正常,Wagner 等 (1982) 后来又报道了蜈蚣草和长叶凤尾蕨的一个地理变种 *P. bahamensis* (Agardh) Fèe 之间的四倍体杂种 *P. x delchampsii* Wagner & Nauman,其孢母细胞减数分裂时只有32—35个双价体。这些细胞学证据都说明了蜈蚣草和长叶凤尾蕨在遗传上的分化已相当大。近年来,Kato (1963, 1970) 对蜈蚣草的配子体作了一系列形态学研究,Kapur (1985) 对它作了认真的"分类形态学"讨论。在细胞学上,自从 Manton & Sledge (1954) 报道了斯里兰卡的材料是四倍体以后,Walker (1960) 等人对我国台湾、日本、印度和喜马拉雅地区的四倍体作了多次报道 (Kurita, 1963; Mehra et al., 1960; Mitui, 1968, 1975, 1976; Roy et al., 1971; Verma et al., 1961, 1967, 1965b), Abraham 等(1962) 还在印度南部发现有六倍体,只有 Verma (1961) 在喜马拉雅地区发现了一个二倍体变型 *P. vittata* L. forma *brevipinna*。此外,Palta & Mehra (1983) 还用试管培养技术从天然四倍体人工诱导出了二倍体(多单倍体,$2n = 58$)和八倍体($2n = 232$),从而加强了 Mehra 等认为蜈蚣草是异源四倍体的论断 (Kapur, 1985)。

中国作为该种的模式产地和分布中心,对其进行细胞学调查是十分必要的。近年来,作者除对模式产地广州黄埔产的材料作了调查以外,还对广东(肇庆鼎湖山)、云南(大理点苍山、昆明、西畴和屏边)、四川(峨眉山和西昌)、贵州(安顺和赤水)、湖南(桑植)和湖北(武当山和十堰)等地的材料进行了较广泛的调查。尽管华东和华中等地尚未调查,从已

有的结果来看，蜈蚣草复合体在中国至少有以下四个细胞型（见图 3 和图版 3：1—4）。

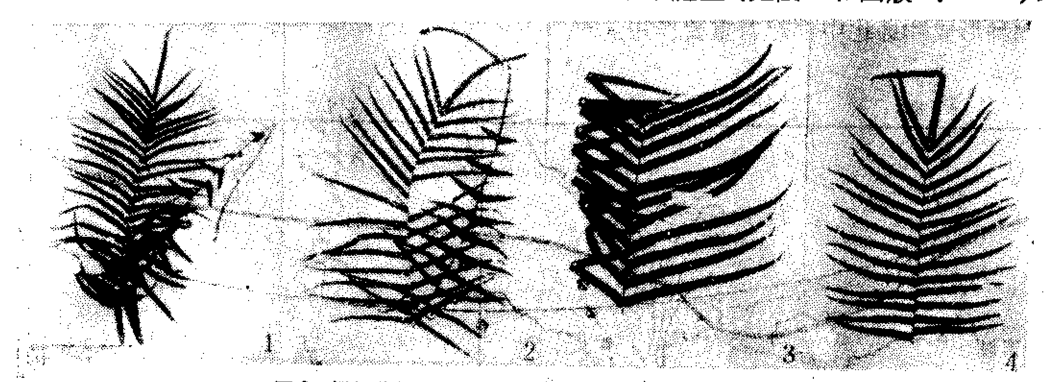


图 3　蜈蚣草复合体的四个细胞型能育叶剪影（×0.104）

Fig. 3 Silhouettes of fertile fronds of four cytotypes of *Pteris vittata* L. complex(×0.13)

(1) 2X(Wang C740); (2) 4X (Wang C823); (3) 3X hybrid (Wang C440); (4) 4X hybrid (Wang C649).

1. 有性生殖的二倍体，广泛分布于亚热带地区(四川、云南、贵州和湖北等)，形体通常稍瘦小。

2. 有性生殖的四倍体，分布于北回归线附近及其以南的热带地区（包括模式产地广州、广东和云南南部等），形体较高大。

3. 不育的三倍体杂种细胞型，发现于云南西畴法斗，其孢子母细胞在减数分裂时有约 20 个单价体、26 个双价体和 5 个三价体，孢子完全败育，形体像四倍体一样高大。

4. 不育的(或部分能育的)四倍体杂种细胞型，发现于广州近郊，其孢子母细胞减数分裂时有约 9 个单价体、45 个双价体、3 个三价体和 2 个四价体，孢子部分败育或全部败育，形体亦较高大。在野外发现多株，形成了一个小居群。

上述四个细胞型在中国的分布情况见图 4。

从已知蜈蚣草的细胞型和它们的分布情况来看，我们不难得出以下结论和看法：

1. 目前在世界广布的蜈蚣草实际上是一个种复合体，其分布中心在亚洲热带和亚热带地区。以往认为它是一个单型种是不恰当的。

2. 中国亚热带地区广泛分布的二倍体祖先种说明该地区很可能是该复合体的起源中心。虽然热带地区缺乏蜈蚣草二倍体可以被解释为那里进化速度较快，早就淘汰了二倍体，但也不能排除那里从未有过二倍体蜈蚣草。

3. 蜈蚣草复合体的不同倍体在中国的分布格局呈现出二倍体在亚热带，多倍体主要在热带或其边沿地区，这和 Manton (1953) 提出的由于热带比亚热带的气候更有利于多倍体的发生和生存，因而物种形成和进化速度较快的论断是一致的。

4. 天然四倍体杂种的存在，以及天然三倍体杂种的不规则的染色体配对情况都说明至少有 2 个以上已部分分化了的染色体组存在，即它们之间具有部分同源染色体，这就是说至少有 2 个在遗传上不尽相同的二倍体，目前我们尚不能区分它们。因此，对该复合体继续进行广泛的细胞学调查，并通过杂交试验作进一步的染色体组分析是完全必要的。

5. 以有性生殖为主要繁殖手段的蜈蚣草复合体和以无融合生殖为主要繁殖手段的凤

尾蕨复合体一样，都成功地广布于全世界，它们有力地说明了这两种繁殖方式在凤尾蕨属的物种形成和进化中都起着重要作用。

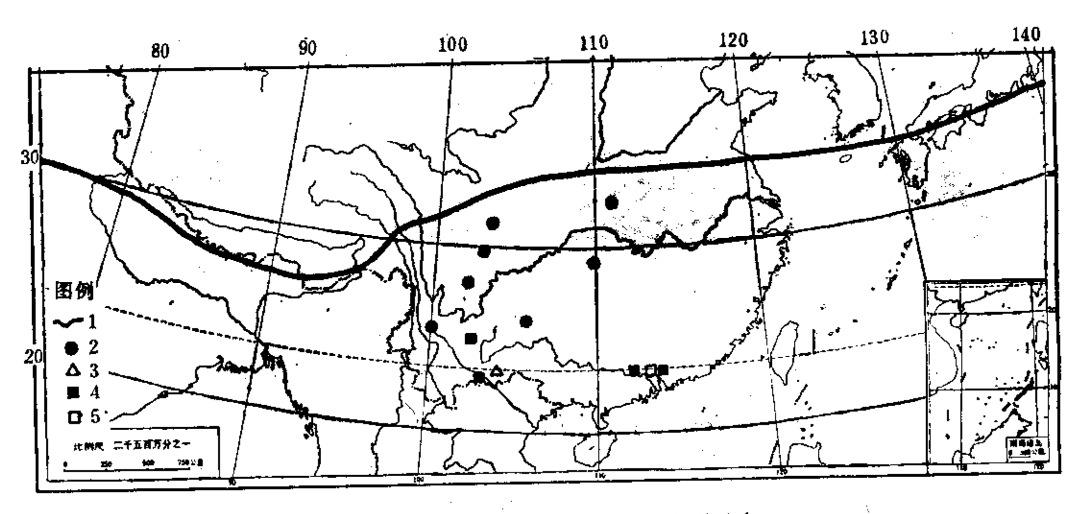


图4 蜈蚣草复合体的四个细胞型在中国的分布

Fig. 4 Four cytotypes of *Pteris vittata* complex found in China

1.蜈蚣草复合体分布区的北界。The northern boundary of distribution area of *Pteris vittata* complex. 2.二倍体。Diploid. 3.三倍体杂种。Triploid hybrid. 4.四倍体。Tetraploid. 5.四倍体杂种。Tetraploid hybrid.

6. 对于像蜈蚣草这样的种复合体，其各细胞型成员在遗传上有所不同，但在外部形态上差异较小，很难区分，所以作者没有给它们以正式的分类学命名。作者完全同意 Reichstein 1981 年的建议，希望国际植物命名法规能尽快给种复合体及其各细胞型成员设立新的更恰当的分类命名等级，以便适应当前植物生物系统学日益广泛而深入研究的需要。

(三) 凤尾蕨属的其他种

1. **岩凤尾蕨 *Pteris deltodon*** Bak. 分布于中国的西南和华南，日本九州、越南和老挝也有分布，生于石灰岩石缝或石壁，模式标本采自中国。作者对采自四川灌县青城山的材料观察表明，其孢子母细胞减数分裂后浓缩期有 55 个双价体（见图版 3:5），每个孢子囊产生 64 个正常孢子，是一个有性生殖的二倍体。凤尾蕨属及凤尾蕨科的所有种都只有一个染色体基数 29，而岩凤尾蕨的基数只能是 55，成了唯一例外，这可能意味着其分类位置需要重新考虑，但从形态来看，尚未发现和本属的基本特征有重大区别。此外，据 Nakaike (1982) 记载本种在日本九州可以和大叶井口边草杂交产生杂种 *P.* × *austrohigoensis* Kurata，并和井栏边草杂交产生不育杂种 *P.* × *calcarea* Kurata，这说明它与凤尾蕨属其他种仍有密切的亲缘关系。其例外的染色体数目可能来自非整倍体进化，同时也不能排除它是个异源四倍体杂种的可能，来自基数分别为 26 和 29 的 2 个未知二倍体亲本。作者认为，目前把它仍放在凤尾蕨属比较合适，但凤尾蕨属及凤尾蕨科的染色体基数需增加一个 55。

2. **剑叶凤尾蕨 *Pteris ensiformis*** Burm. 主要分布在亚洲热带地区及大洋洲，模

式标本采自印度尼西亚，在中国见于华南、西南以及江西和浙江，生于潮湿的酸性土上。作者对广州的材料观察表明，其孢母细胞减数分裂后浓缩期有 58 个双价体（见图 5:1)。每个孢子囊产生 64 个正常孢子，是个有性生殖的四倍体。这个结果与已报道的用中国台湾、斯里兰卡等地的材料所观察的大多数结果是一致的 (Fabbre, 1963; Manton, 1954; Mitui, 1968; Verma, 1961; Walker, 1962)。Manton (1953) 曾报道有二倍体，但未见有图，Kuriachan (in Fabbri 1965) 曾报道有三倍体，Abraham 等 (1962) 曾报道在印度南部的公园栽培材料中发现有四倍体变型及五倍体变型 (n = 58II + 58I)。这说明剑叶凤尾蕨是一个由多个细胞型组成的复合体。

3. **溪边凤尾蕨** ***Pteris excelsa*** Gaud. 是本属中较高大的种之一，模式标本采自其分布区的边缘夏威夷，主要分布于亚洲东南部，包括中国的西南、华南和华中，以及日本南部和朝鲜南部。作者对四川峨眉山的材料进行了观察，其孢母细胞减数分裂时有 87 个自源双价体(见图版 3:6)，每个孢子囊产生 32 个孢子，是个无性孢子繁殖的三倍体。Verma 等 (1961, 1967) 两次报道了在喜马拉雅西部的溪边凤尾蕨是有性生殖的二倍体，Nakato 在 1976 年把该种正式作为一个复合体进行了研究，他不仅在日本也发现了有性生殖的二倍体，而且还有无性孢子繁殖的二倍体和三倍体，他还从在标本上见到大体积孢子推断，有性生殖的四倍体和六倍体亦可能存在。由此看来，广义的溪边凤尾蕨是由一些无融合生殖的和一些有性生殖的细胞型共同组成的复合体。这种由两种生殖方式的细胞型共同组成的复杂的复合体在蕨类植物中是不多见的，其进化机制必然更有意思。作者在本文中取材极为有限，对该复合体在中国整个分布区中的细胞地理学情况还有待深入调查。

4. **鸡爪凤尾蕨** ***Pteris gallinopes*** Ching 是秦仁昌教授 1983 年发表的新种，其模式标本采自贵州，分布于云南、四川和湖北。作者的观察材料采自四川峨眉山，其染色体数目为 "n" = 116 (见图版 3:7)，每个孢子囊产生 32 个孢子或败育，是个无性孢子繁殖的四倍体。指叶凤尾蕨 (*P. dactylina* Hook.) 和狭叶凤尾蕨 (*P. henryi* Christ,——猪鬣凤尾蕨 *P. actiniopteroides* Christ) 和本种形态相近，但已知它们都是无融合生殖的三倍体 (Verma, 1961; Walker, 1962)，现在从形态上和细胞学上来看都有所区别，因此，把它们作为不同的种来处理是可取的，它们很有可能共同组成了一个无融合生殖的狭叶凤尾蕨复合体

5. **井栏边草** ***Pteris multifida*** Poir. 的模式标本采自法国栽培植物，原产亚洲东部，主要分布在中国、日本和朝鲜，由于栽培观赏，1770 年传入欧洲和美洲东部 (Walker, 1970)，1880 年传入印度和斯里兰卡 (Mehra 等，1960)。在中国广泛分布于中部和南部，最北可达山东和河北，生石灰岩石缝或砖缝。本文观察材料采自湖北武当山，其母细胞减数分裂中期有 58 个双价体 (见图版 3:8)，每个孢子囊产生 64 个孢子，是个有性生殖的四倍体。这与已报道的用我国香港、印度和斯里兰卡等地的材料所观察的结果一致 (Abraham 等，1962; Mehra, 1960; Mitui, 1965, 1968; Walker, 1962)。日本 Nakato (1975) 曾发现了本种和大叶井口边草之间的四倍体杂种，据 Nakaike (1982) 记载，本种和其他日本产凤尾蕨还形成了另外一些杂种。若在整个中国分布区内进行广泛调查，本种与其他种形成杂种的情况可能也是存在的。

6. **尾头凤尾蕨** ***Pteris oshimensis*** Hieron. var. ***paraemeiensis*** Ching 的模式

标本采自四川峨眉山，笔者对模式产地的材料进行了多次观察，都表明它是一个无性孢子繁殖的三倍体，其孢母细胞在减数分裂时有 87 个自源双价体（见图版 3:9），每个孢子囊产生 32 个孢子或败育。日本 *Mitui*（1967, 1968）曾报道斜羽凤尾蕨（*P. oshimensis* Hieron.）也是无融合生殖的三倍体，在篦形凤尾蕨组（Sect. *Quadriauricula* Ching）的单轴系（Ser. Quadriauritae Ching）的其他种，如金钗凤尾蕨（*P. fauriei* Hieron.）等

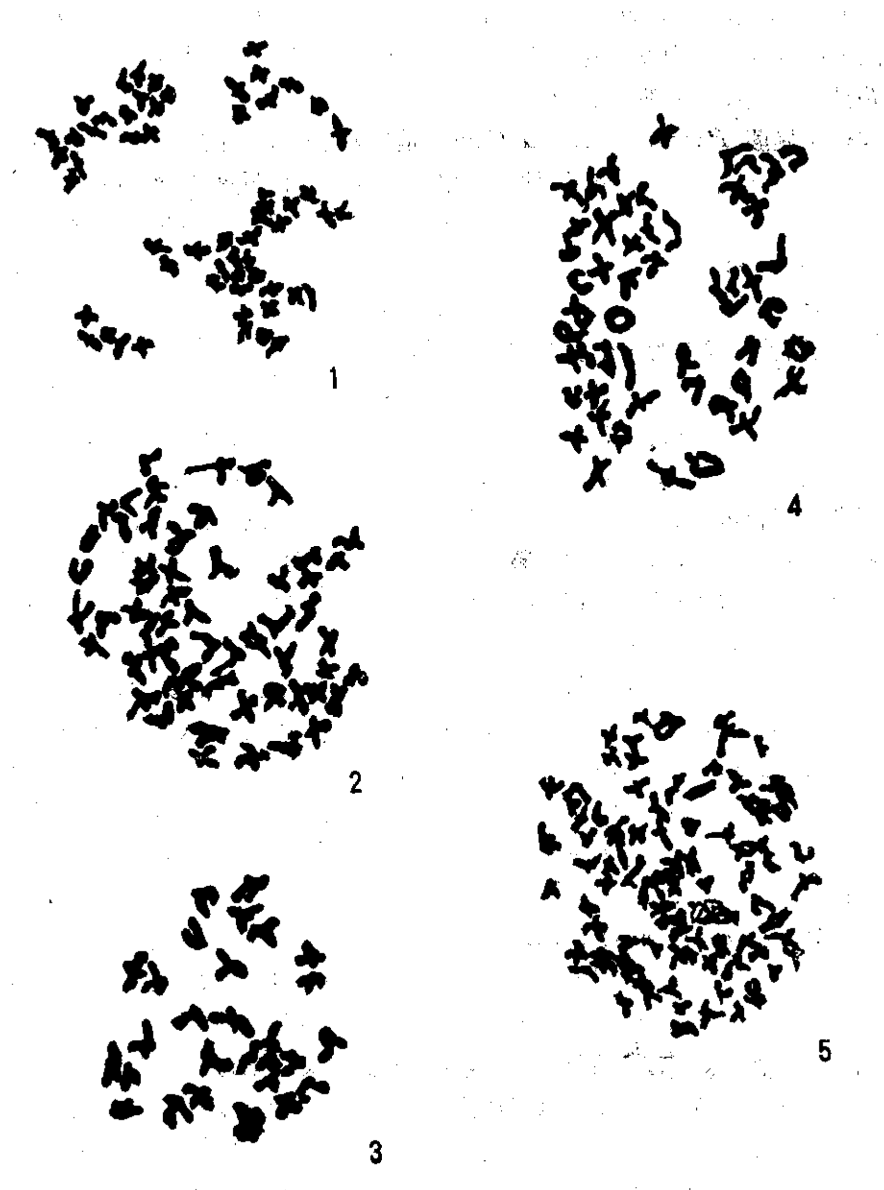


图 5 减数分裂时的染色体

Fig. 5 Chromosomes at meiosis.

1.剑叶凤尾蕨 *Pteris ensiformis*, n = 58 (Wang C616). 2.半边旗 *Pteris semipinnata*, n = 58 (Wang C615). 3.西南凤尾蕨 *Pteris wallichiana*, n = 29 (Wang C902). 4.蕨 *Pteridium aquilimum* var. *latiusculum*, n = 52 (Wang C728). 5.栗蕨 *Histiopteris incisa*, n = c.96 (Wang C457).

大都是无融合生殖体（Weng, 1985），它们之间可能存在着复杂的关系网，该复合体在中国的情况有待深入研究。

7. **半边旗** ***Pteris semipinnata*** L. 的羽片形态奇特，上侧全缘，下侧有长裂片，尤如旌旗，易于识别，广布于亚洲东南部：中国南部热带及亚热带地区、日本南部、朝鲜南部、菲律宾、印度尼西亚、马来西亚和喜马拉雅地区。观察材料采自模式产地广州，其孢母细胞在减数分裂后浓缩期有 58 个双价体(见图 5:2)，每个孢子囊产生 64 个孢子，是个有性生殖的四倍体。这和 Walker（1962）用中国台湾、香港和广州的、马来西亚的及日本的材料观察的结果完全一致（Mitui, 1966; Weng, 1985），其中 Kawakami（1971）还作了核型分析，把它的染色体分为 9 组 12 条和 1 组 8 条。

8. **西南凤尾蕨** ***Pteris wallichiana*** Agardh 的叶长可达 1.5—2m，是本属中最高大的种类之一，其叶柄顶端分为三叉，叶脉在小羽轴两侧各结成 1 行狭长的网眼，易于鉴别。其模式标本采自尼泊尔，分布于亚洲南部及东南部的山地林下潮湿处，中国见于四川、云南、贵州、西藏、广西和台湾等省，日本、印度、锡金、中印半岛和印度尼西亚均产。作者对四川峨眉山和灌县的材料的观察表明，其孢母细胞减数分裂中期有 29 个双价体(见图 5:3)，每个孢子囊产生 64 个孢子，是个有性生殖的二倍体。这与 Verma 等（1961, 1967, 1965b）所报道的用印度、尼泊尔、锡金和日本的材料观察结果完全一致（Kurita, 1962; Mitui, 1968, 1976; Walker, 1962)。未见有任何例外结果，看来该种是个单型种，在整个分布区中都是有性生殖的二倍体。日本 Kawakami（1971）曾对本种作了核型分析，认为其染色体可分为 9 组 6 条和 1 组 4 条。

（四）**蕨** ***Pteridium aquilinun***(L). Kuhn var. ***latiusculum*** (Desv.) Underw. ex Heller

广义的蕨（*Pteridium aquilinum*（L.）Kuhn）是世界上分布最广的一种维管植物，从热带到寒带都有，也是人们认识和利用最早的蕨类植物之一。一方面，其嫩叶经加工后可作蔬菜，根状茎含淀粉；另一方面，它含有毒素，可导致维生素 B_1 缺乏症，并含有致癌因素，而且还是丘陵山地中很难清除的杂草。因此，各国学者对它进行了多方面的深入研究，1974 年在伦敦和 1985 年在利兹已为它召开了两次专题国际学术讨论会，1989 年将在悉尼召开第三次讨论会。在分类位置上，最初被放在凤尾蕨属，后因根状茎横走、被柔毛而无鳞片、囊群盖由两层组成以及染色体基数不同而被独立成属，一些学者将它放在碗蕨科或姬蕨科，而秦仁昌教授(1975)将其独立为科。对它的种下处理也存在着分歧，从认为它是一个种、或有许多变种或亚种、或由一些不同的种组成，化学分类的证据则说明它们仍是一个种。据吴兆洪研究，认为全世界共有 10 多种，中国产 6 种（Wu, 1986)。

狭义的蕨（*P. aquilium* var. *latiusculum*）的模式标本采自北美洲，在中国极为广布。作者对吉林长白山的材料作了观察，其孢母细胞减数分裂后浓缩期有 52 个双价体(见图 5:4)，每个孢子囊产生 64 个孢子，是个有性生殖的四倍体。这与 Britton 等(1953)用北美和日本等地的材料所观察的结果完全一致(Love, 1967, 1976; Mitui, 1968, 1963; Wagner 等，1951，1966)。在本变种内未发现有不同的染色体数目。在本属其他类群中则发现有 n = 26 和 n = 104 的情况，由此看来蕨属的染色体基数无疑是 26，这与凤尾蕨属及凤尾蕨科的基数 29 显然不同，结合明显的形态区别，说明这两属间及两科间的界

限是清楚的。

五、**栗蕨** ***Histiopteris incisa*** (Thunb.) J. Sm.

这是一个遍布亚洲热带及世界热带和亚热带的种，模式标本采自非洲，在中国产于华南及云南南部。本种最初也是作为凤尾蕨属的新种发表的，但后来据其横走的根状茎、

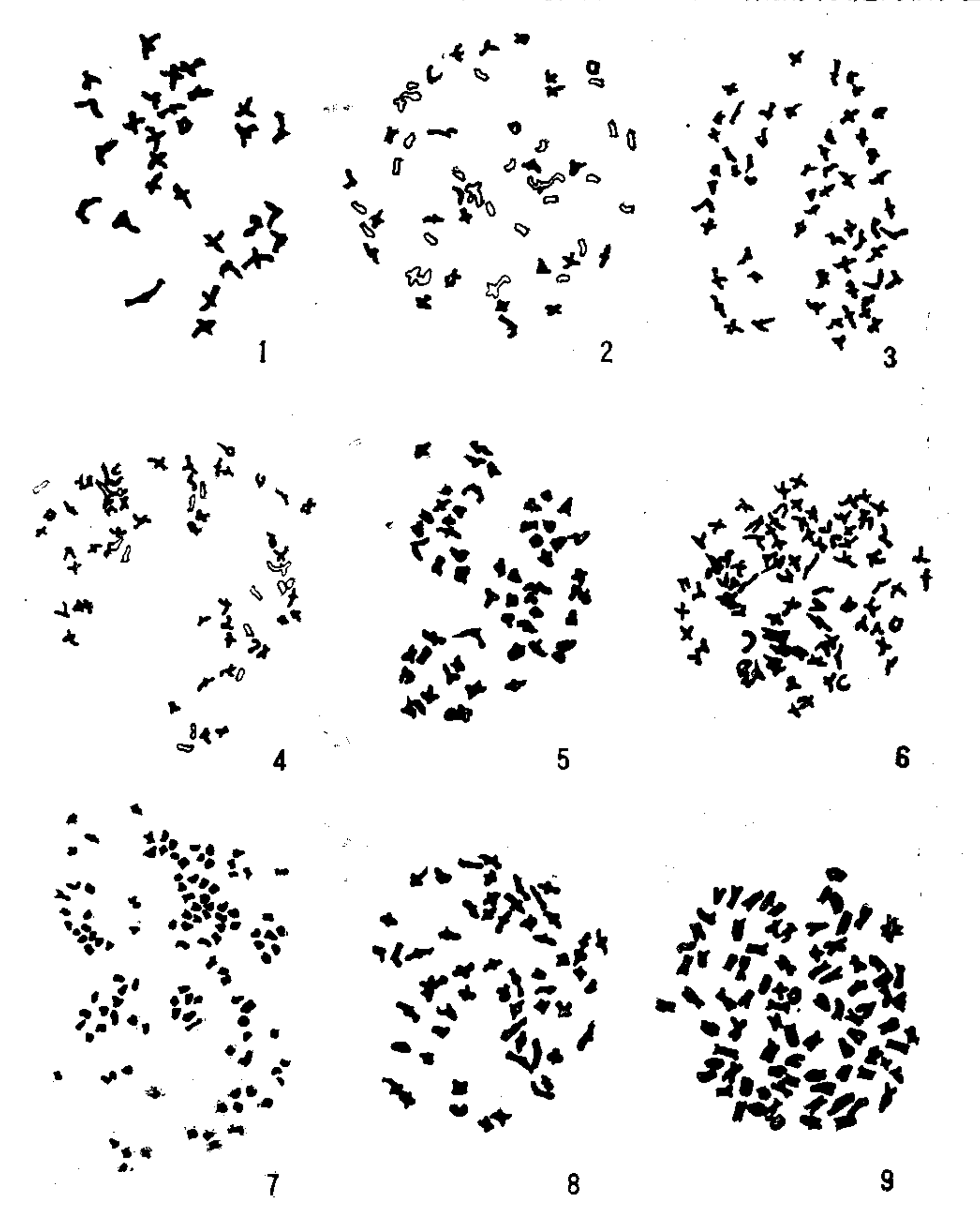


图 6 图版 3 的解释图 1—9
(解释图中的染色体，实心的示双价体，空心的示单价体、三价体和四价体)。
其说明见本文末尾。

Fig. 6 1—9. The explanatory drawings of plate 3.
(Bivalents in black; univalents, trivalents and tetravalents in outline.)
See explanations at the end of the text.

叶背面灰白色和叶脉网状等而被独立成属，放在凤尾蕨科或碗蕨科，目前该属的位置仍待研究 (Ching, 1954, 1978, 1982)。

对云南西畴的材料观察表明，其孢母细胞减数分裂时具有约 96 个双价体(见图5:5)，每个孢子囊产生 64 个孢子，是个有性生殖的四倍体。这和 Walker (1966a) 等用斯里兰卡、新西兰、牙买加、日本及南大西洋岛屿的材料所观察到的结果基本一致，(Kurita, 1986; Löve 等，1977; Manton 等，1954，1968; Mitui, 1973)。此外，Mitui (1973) 还在西太平洋的波宁群岛发现了一个二倍体细胞型。由于目前未发现染色体数目更少的种，所以本属的染色体基数为 48，这与凤尾蕨属的基数 29 显然不同，结合形态上的区别来看，两属的界限也是清楚的。

参 考 文 献

[1] Abraham, A., C. A. Ninan and P. M. Mathew, 1962: Studies on the cytology and phylogeny of the Pteridophytes. VII. Observations on one hundred species of South Indian ferns. *J. Ind. Bot. Soc.*, **41**: 344—348.

[2] Britton, D. M., 1953: Chromosome studies on ferns. *Amer. J. Bot.*, **40**: 582.

[3] Chang, Y. L., 1963: Studies in the spore morphology of Loxogramme Presl. *Act. Bot. Sinica*, 11(1): 26—37.

[4] Chang, Y. L. et al., 1976: Sporae pteridophytorum sinicorum. The Science Press, Beijing, 139—154.

[5] Ching, R. C., 1954: Systematic arrangement of families and genera of Chinese Pteridophytes with corresponding narmes in Chinese. *Act. Phytotax. Sin.*, **3**(1): **95**.

[6] ————, 1975: Two new fern families. *Acta Phytotax. Sinica*, **13**: 96—98.

[7] ————, 1978: The Chinese fern families and genera: systematic arrangement and historical origin. *Acta Phytotax. Sin.*, **16**(3): 10.

[8] ————, 1982: Validation of the family name Pteridaceae. *Webbia*, **35**(2): 239—240.

[9] Ching, R. C. and S. H. Wu, 1983: Materials for the Pteris flora of China. *Acta Bot. Austro Sinica*, **1**: 1—16.

[10] Chiu, P. S., 1981: Observations on the chromosome numbers of Chinese ferns. *Acta Phytotax. Sin.*, **19** (4): 451—453.

[11] Fabbre, F., 1963: Primo supplemento alle tavole cromosomiche delle Pteridophyta di Alberto Chiarugi. *Caryologia* **16**: 253—260, 271.

[12] ————, 1965: Secondo supplenento alle Tavole cromosomiche delle Pteridophyta di Alberto Chiarugi. *Caryologia* **18**: 683—685, 692.

[13] Hákasson, A. and A. Levan, 1957: Endoduplicational meiosis in Allium odorum. *Hereditas*, **43**: 179—200.

[14] Kapur, S. K., 1985: Taxo-morphology of Pteris vittata L. *J. Econ. Tax. Bot.* **7**(1): 131—140.

[15] Kato, Y., 1963: Physiological and morphogenetic studies of fern gametophyte in aseptic culture I. Callus tissues forom dark cultured Pteris vittata. *Bot. Gaz.* **124**: 413—467.

[16] ————, 1970: Physiological and morphogenetic studies of fern gemetophytes and sporophytes in aseptic culture XII. Sporophyte formation in the dark cultured gametophyte of Pteris vittata L. *Bot. Gaz.*, **131**: 205—210.

[17] Kawakami, S., 1971: Karyological studies in Pteeridaceae I. Karyotypes of three species in Pteris. *Bot. Mag., Tokyo* **84**: 180—186.

[18] Kurita, S., 1962: Chromosome numbers of some Japanese ferns III. *J. Coll. Arts Sci. Chiba Univ., Nat. Sci.* Ser. **3**: 463—464.

[19] ————, 1963: Cytotaxonomical studies on some leptosporangiate ferns. *J. Coll. Arts Sci. Chiba Univ., Nat. Sci., Ser.* **4**(1): 45—46.

[20] ————, 1986: Chromosome studies on South American Pteridophytes (I). in Contributions to the Botany of the Andes (II). Academia Tokyo, 61.

[21] Löve, A., 1967: IOPB chromosome number reports. X. *Taxon*, **16**: 146.

[22] ————, 1976: IOPB chromosome number reports. LIII. *Taxon*. **25**: 486.

[23] Löve, A., D. Löve and P. E. G. Pichi sermolli, 1977: cytotaxonomical atlas of the pteridophyta. Cramer. Vaduz. 116—127, 190—191.
[24] Lovis, J. D., 1977: Evolutionary patterns and processes in ferns. *Adv. Bot. Res.*, **4**: 387—398.
[25] Manton, I., 1950: Problems of cytology and evolution in the pteridophyta. Cambridge Vniversity Press. 124—125. 158—177.
[26] ————, 1953: The cytological evolution of the fern flora of Ceylon. Symp. Soc. Exp. Biol. **7**: Evolution, 179—185.
[27] ————, 1958: Chromosomes and fern phylogeny with special refernce to "Pteridaceae", *J. Linn. Soc. (Bot.)* **56**: 73—92.
[28] Manton. I. and W. A. Sledge, 1954: Observations on the cytology and taxonomy of the pteridophyte flora of Ceylon. Philos. *Trans. Roy. Soc. London,* **238**(b): 149.
[29] Manton, I. and G. Vida, 1968: Cytology of the fern flora of Tristan da Cunha. *Proc. Roy. Soc.* B. **170**: 369.
[30] Mehra, P. N., 1961: Chromosome numbers on Himalayan ferns. *Res. Bull. Panjab Univ. N. S.*, **12**: 145—147.
[31] Mehra, P. N. and S. C. Verma, 1960: Cytotaxonomical observations on some west Himalayan Pteridaceae. *Caryologia,* **13**: 619—650.
[32] Mitui, K., 1965: Chromosome studies on Japanese ferns (1). *J. Jap. Bot.*, **40**: 117—124.
[33] ————, 1966: Chromosome studies on Japanese ferns (2). *J. Jap. Bot.*, **41**: 60—64.
[34] ————, 1967: Chromosome studies on Japanese ferns (3). *J. Jap. Bot.*, **42**: 105—110.
[35] ————, 1968: Chromosome and speciation in ferns. *Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku,* B. **13**: 285—333.
[36] ————, 1973: A cytological survey of the pteridophytes of the Bonin Islands. *J. Jap. Bot.*, **48**: 248—252.
[37] ————, 1975: Chromosome Numbers of Japanese pteridophytes. *Bull. Nippon Dental Coll. Gen.* Education, **4**: 228—234.
[38] ————, 1976: Chromosome numbers of some ferns in the Ryukyu Islands. *J. Jap. Bot.*, **51**: 33—41.
[39] ————, 1982: Spore morphology of Japanese ferns printed in Japan, 43—47.
[40] Nakaike, T., 1982: New flora of japan pteridophyta. Shibundo Co., Ltd. Publishers Tokyo. 155, 187—216, 726.
[41] Nakato, N., 1975: A cytological study on an intermediate form between Pteris multifida and P. cretica. *J. Jap. Bot.*, **50**: 119—126.
[42] ————, 1976: A cytogeographic study of the Japanese Pteris excelsa complex. *J. Jap. Bot.*, **51**: 59—64.
[43] Palta, H. K. and P. N. Mehra, 1983: In vitro induction of polyhaploid and octoploid Pteris vittata L. and their meiosis. *Caryologia,* **36**(4): 325—332.
[44] Reichstein. T., 1981: Hybrids in European Aspleniaceae (Pteridophyta). *Bot. Helvenica,* **91**: 89—108.
[45] Roy, R. P., B. M. B. Sinha and A. R. Sakya, 1971: Cytology of some ferns of Kathmandu valley. *Brit. Fern Gaz.*, **10**: 193—199.
[46] Shieh, W.-C., 1966: A synopsis of the fern genus Pteros in Japan, Ryukyu and Taiwan. *Bot. Mag.* (Tokyo) **79**: 283—292.
[47] Shing, K. H., 1986: A Glossary of Terms and Names of ferns. The Science Press, Beijing, 86.
[48] Steil, W. N., 1918: Studies in some new cases of apogamy in ferns. *Bull. Thorrey Bot. Club,* **45**: 93—108.
[49] Verma, S. C., 1959: Basic Chromosome Number of Pteris. *Curr. Sci.*, **28**: 299—300.
[50] ————, 1961: Chromosome Numbers in Some Himalayan Ferns. (reported in Mehra, P. N., 1961.)
[51] Verma, S. C. and Molina Goloknath, 1967: in Löve, A. 1967.
[52] Verma, S. C. and S. P. Khullar, 1965a: Cytogenetics of the western Himalayan Pteris cretica complex. *Ann. Bot.* (London), N. S. **29**: 673—681.
[53] ————, 1965b: Cytology of some Western Himalayan Adiantaceae (sensu Alston) with cytotaxonomic comments. *Caryologia,* **18**: 85—106.
[54] Wagner, W. H., Jr., 1951: Cytotaxonomic analysis of evolution in Pteridophyta. *Evolution,* **5**: 177—181.
[55] ————, 1955: Cytotaxonomic observations on North American ferns. *Rhodora,* **57**: 228—236.
[56] ————, 1963: A biosystematic study of United States ferns. Preliminary abstract. *Amer. Fern. J.*,

53: 1—16.

[57] Wagner, W. H., Jr. and Clifton E. Nauman, 1982: Pteris × delchampsii, a spontaneous fern hybrid from southern Florida. *Amer. Fern J.*, **72**: 97—102.

[58] Wagner, W. H., Jr. and F. S. Wagner, 1966: Pteridophytes of the Mountain Lake Area, Giles Co., Virginia. Biosystematic studies 1964—1965. *Castanea*, **31**: 123.

[59] Walker, T. G., 1958: Hybridization in some species of Pteris L. *Evolution*, **12**: 82—92.

[60] ——————, 1960: The Pteris quadriaurita complex in Ceylon. *Kew Bull.*, **14**: 321—332.

[61] ——————, 1962: Cytology and evolution in the fern genus Pteris L. *Evolution*, **16**: 27—43.

[62] ——————, 1966a: A cytotaxonomic survey of the pteridophytes of Jamaica. *Trans. Roy. Soc. Edinb.*, **66**: 200—201.

[63] ——————, 1966b: Apomixis and vegetative reproduction in ferns, in "Reproductive biology and taxonomy of vascular plants" (Ed. J. G. Hawkes). B. S. B. I. Conf. Rep., **9**: 152—161.

[64] ——————, 1970: Species of Pteris commonly in cultivation. *Brit. Fern Gaz.*, **10**: 143—151.

[65] ——————, 1979: The Cytogenetics of ferns, in "The experimental biology of ferns" (Ed. A. F. Dyer). Academic Press, London New York San Francisco, 87—132.

[66] ——————, 1985: Cytotaxonomic studies of the ferns of .trinidad 2. The cytology and taxonomic implications. *Bull. Brit. Mus.* (Nat. Hist.) *Bot.*, **13**: 243—244.

[67] Wang, Z. R. and Z. X. Zhang, 1981: Cytological observation on some Chinese ferns. *Acta Bot. Sin.*, **23**: 427—428.

[68] Wang, Z. R. and Q. Xia, 1984: Cytological observations on some species of Dryopteris and Polystichum from China. *Acta Bot. Sin.*, **26**: 25.

[69] Weng, R. F., 1985: Observation on chromosomes of some Chinese ferns. *J. Wuhan Bot. Res.*, **3**: 369.

[70] Wu, S. H. 1986: The genus Pteridium in China. *Acta Bot. Austro Sinica*, **2**: 1—4.

图 版 说 明

图版 1 风尾蕨的产生不同数目幼孢子的孢子囊

(1) 64 孢子的(其中部分孢子皱缩)。(2) 32 孢子的。(3) 16 孢子的。(4) 8 孢子的。(5) 4 孢子的(其中 2 个孢子不正常)。(6) 具有 28 个大的加 8 个小的孢子的。(7) 具有 28 个大的加 4 个小的和 2 个不分裂的二分体的。(8) 具有 12 个孢子加一个不分裂的四分体的。(9) 只有不规则的细胞碎片,完全败育的。

图版 2 凤尾蕨的染色体及产生不同形态、大小和数目幼孢子的孢子囊

(1) 减数分裂,具有 58 个自源双价体 (Wang C576)。(2) 32 孢子的孢子囊,其中有 24 个两面形孢子。(暗视野) (3) 16 孢子的和 32 孢子的孢子囊在同一制片上。(4) 32 孢子的和 64 孢子的孢子囊在同一制片上。(暗视野) (5) 具有 8 个孢子(部分败育)加 2 个分裂失败的四分体的孢子囊。(暗视野) (6)具有 24 个孢子加一个分裂失败的八分体的孢子囊。(暗视野)

图版 3 减数分裂时的染色体(解释见插图 6)

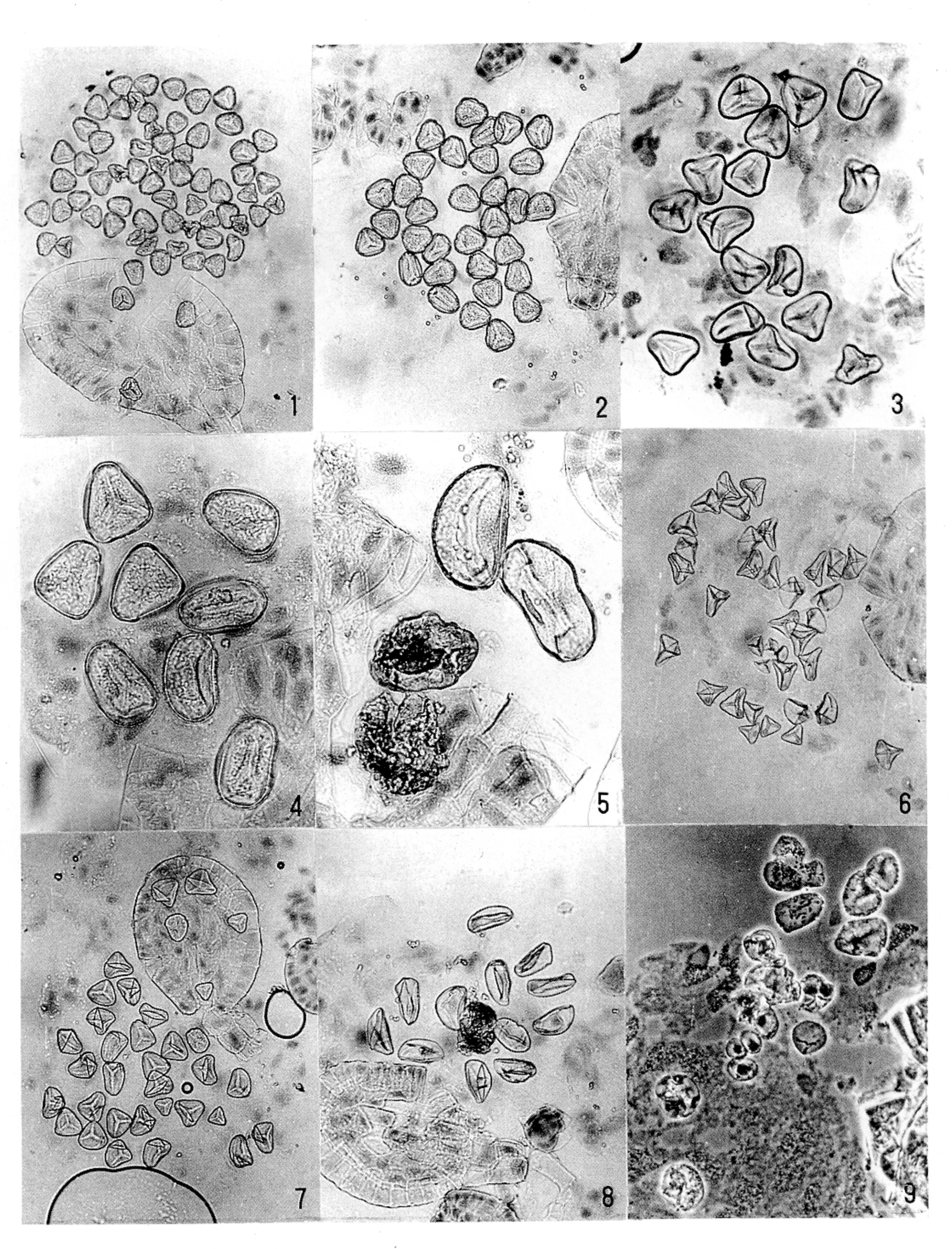
(1—4) 蜈蚣草复合体: (1)二倍体细胞型, n = 29 (Wang C878); (2) 不育的三倍体杂种细胞型, n = 20I + 26II + 5III (Wang C440); (3) 四倍体细胞型, n = 58 (Wang C655); (4) 不育的四倍体杂种细胞型, n = 9I + 45II + 3III + 2IV(Wang C649)。 (5) 岩凤尾蕨, n = 55(Wang C888)。 (6) 溪边凤尾蕨, "n" = 87 (Wang C544)。(7) 鸡爪凤尾蕨, "n" = 116 (Wang C582)。(8) 井栏边草, n = 58 (Wang C863)。(9) 尾头凤尾蕨, "n" = 87 (Wang C543)。

Explanation of Plates

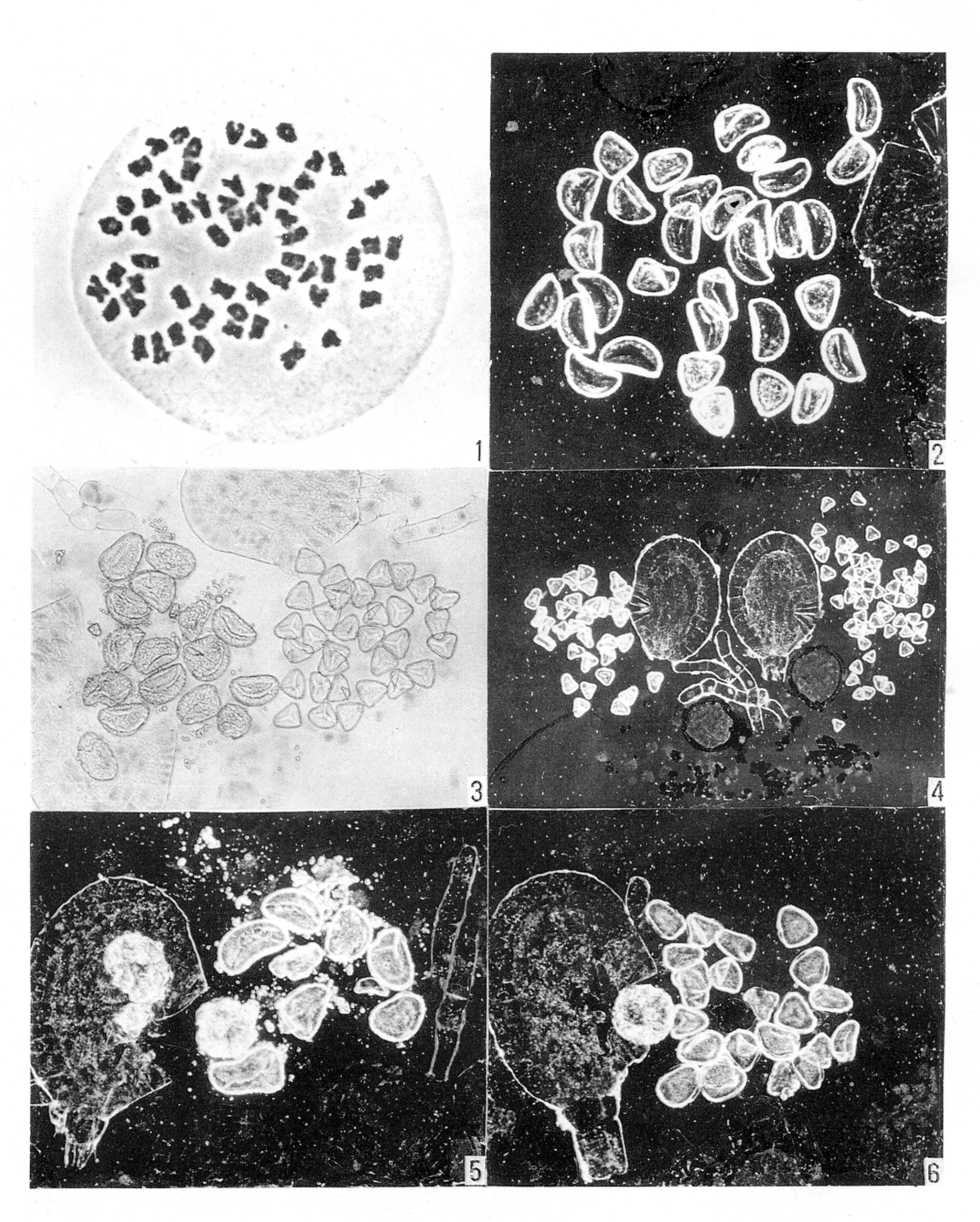
Plate 1 Sporangia with different numbers of young spores in *Pteris cretica* var. *nervosa*. (1) 64-spored (some of them shrivelled). (2) 32-spored. (3) 16-spored. (4) 8-spored. (5) 4-spored (2 of them abnormal). (6) with 28 bigger and 8 smaller spores. (7) with 28 bigger, 4 smaller spores and 2 crumpled diads. (8) with 12 spores and 1 crumpled tetrad. (9) Only with irregular cell fragments, fully sterile.

Plate 2 Chromosomes and sporangia with different patterns and numbers of young spores in *Pteris cretica* var. *nervesa*. (1) Meiosis, with 58 autobivalents (Wang C576). (2) 32-spored sporangium, with 24 bilateral spores. (dark field) (3) 16-spored and 32-spored sporangia in the same field. (dark field) (4) 32-spored and 64-spored sporangia in the same. field. (dark field) (5—6) Partly abortive sporangia. (dark field)

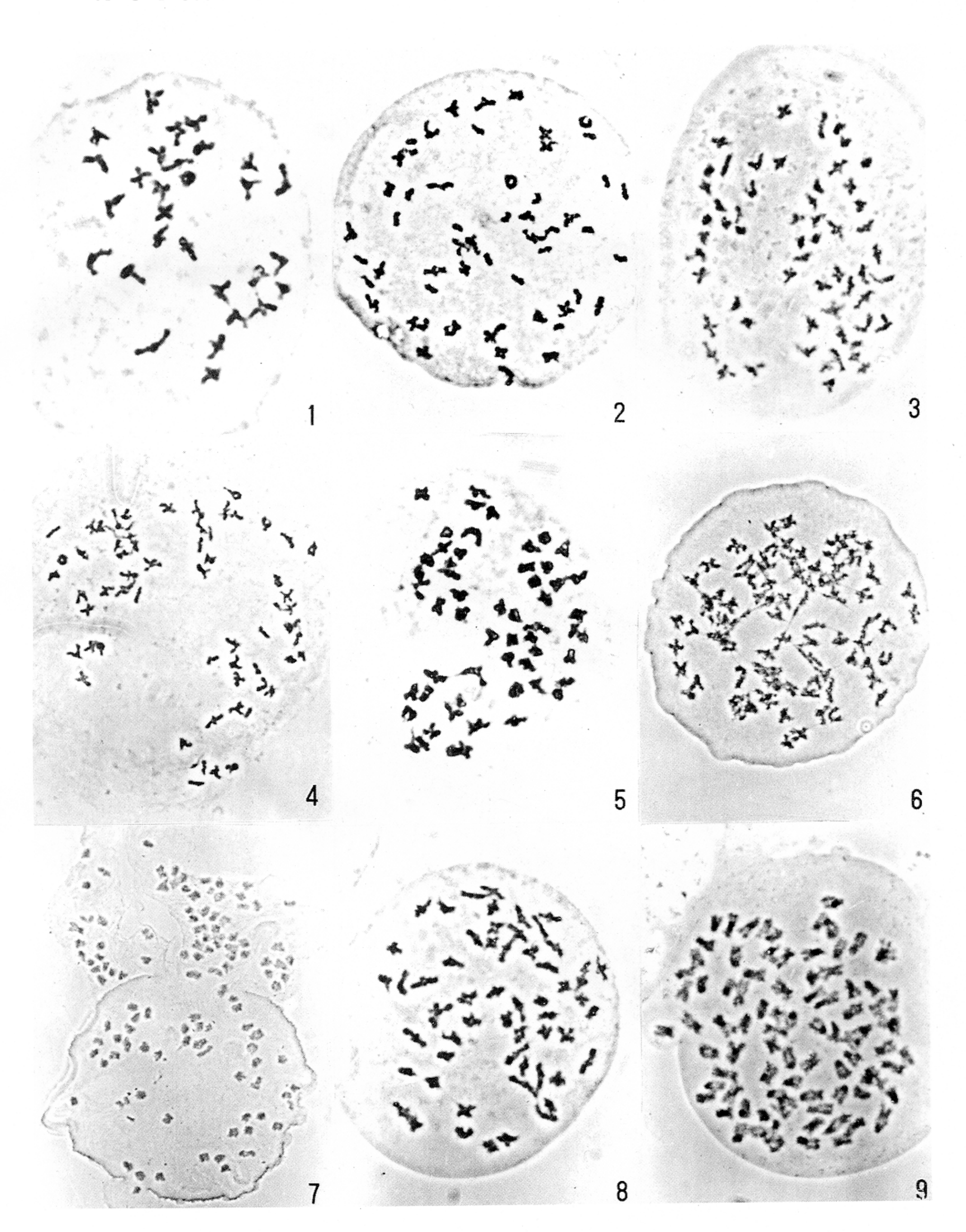
Plate 3 Chromosomes at meiosis (see fig. 6 for explalation). (1—4) *Pteris vittata* complex: (1) Diploid cytotype, n = 29 (Wang C878); (2) Sterile triploid hybrid cytotype, n = 20I + 26II + 5III (Wang C440); (3) Tetraploid cytotype, n = 58 (Wang C655, from type locality); (4) Sterile tetraploid hybrid cytotype, n = 9I + 45II + 3III + 2IV (Wang C649). (5) *Pteris deltodon*, n = 55 (Wang C888). (6) *Pteris excelsa*, "n" = 87 (Wang C544). (7) *Pteris gallinopes* "n" = 116 (Wang C852). (8) *Pteris multifida*, n = 58 (Wang C863). (9) *Pteris oshimensis* var. *paraemeiensis* "n" = 87 (Wang C 543).



see explanations at the end of text



see explanations at the end of text



see explanations at the end of text